

鄂西马西伦达古羊齿 (*Archaeopteris macilenta* Lesquereux) 的再观察

郝守刚 梅仕龙

(北京大学地质学系)

一、前言

古羊齿属(*Archaeopteris*)是 Dawson (1871) 依据 Forbes (1854) 的 *Cyclopteris hibernica* 标本所建,模式种 *Archaeopteris hibernica* (Forbes) Dawson 采自爱尔兰晚泥盆世地层。马西伦达古羊齿(*Archaeopteris macilenta* Lesquereux) 是 Lesquereux (1884) 在北美发现的。其后, Carluccio 等 (1966) 做了修订。

由于古羊齿植物化石叶片保存呈“羽状”, 具有着生在叶子上的孢子囊和“间小羽片”, 所以早期的古植物学家对于它的分类位置一直感到困惑不解, 多数人认为其属于真蕨类。有意义的是 Beck (1960a, 1960b) 于美国纽约州发现了一块标本。在它上面, 长期被认为是真蕨类的古羊齿却着生在具有裸子植物结构的木材器官属美木 (*Callixylon*) 上面。在进一步总结了古羊齿的资料后, Beck (1960b) 提出了原裸子植物这一具有重要意义的分类概念, 这类植物以具有裸子植物结构, 营蕨类的生殖方式为特征。目前, 原裸子植物的概念已逐渐被人们所接受, 同时, 也引起了人们寻找原裸子植物的热情和对古羊齿研究的极大兴趣。

古羊齿属是我们认识原裸子植物的一个关键植物, 它在晚泥盆世的植物群中是一个优势分子, 并广布于北半球的欧、美、苏联、中国以及南半球的澳大利亚。Arber (1921) 曾以古羊齿命名的植物群来代表晚泥盆世的植物群, 而 Banks (1980) 则把古羊齿作为晚泥盆世(弗拉

阶到中法门阶)的大植物化石组合带的代表。从植物系统学角度来看, 古羊齿植物的比较形态学和解剖学的研究对于认识复叶的起源, 叶和枝的关系以及诸如科达类、勒巴杉类和瓢叶类的起源与演化都具有重要的意义。正如 Arnold (1939, 311 页)所指出的:“在植物界演化中, 古羊齿可能代表着那些被人们所猜想, 但又缺乏证据的所谓缺失的环节。”

在国内, 古羊齿的研究尚属开始阶段。可靠的标本是冯少南(1977)描述的产自广东中山县 *Archaeopteris guandongensis* Feng, 蔡重阳 (1981) 认为该标本可能应归于 *Archaeopteris roemeriana* Goepfert 种名之下, 在同一篇文章中蔡重阳还描述了采自湖北长阳, 黑龙江瑷琿县的三种古羊齿 (*Archaeopteris macilenta*, *A.* cf. *sphenophyllifolia*, *A.* sp.); 在南京孔山, 邹崇章等(1982)描述了几块标本, 包括一新种 *Archaeopteris mutatoformis* Wu 及 *A.* sp. 1, *A.* sp. 2; 最近, 冯少南 (1984) 又报道了湖北长阳包括有 *Archaeopteris macilenta*, *A. changyangensis* Feng, *A. hubeiensis* Feng, 及 *A. fissilis* Schmalhausen, *A. obtusa* Lesquereux, *A. hibernica* (Forbes) Dawson, *A. sphenophyllifolia* Arnold, *A. halliana* (Goepfert) Dawson 和 *A.* sp. 等 9 种古羊齿。对于这些种我们在后面将进行必要的讨论。由于材料的限制, 以上的研究均限于形态学方面。

二、材料和方法

本文描述的标本采自湖北省长阳县以南约

8 km 平洛乡栏杆崖的上泥盆统黄家蹬组。标本以压型化石或印痕化石的状态保存在一层厚约 1 m 的灰白色粉砂质泥岩的底部。共获得 *Archaeopteris macilenta* 标本 40 余块, 枝轴保存最长的约 15 cm。

在外部形态研究方面, 我们借鉴了 Beck (1971) 的方法, 即通过比较压型化石正负面的印痕或比较压膜化石的表面构造及其下部的印痕, 来获取有关侧生分枝系统和叶在枝轴上排列方式等方面的信息。

为了获得内部解剖和维管组织结构的资料, 我们对采集到的所有标本逐一观察, 并在显微镜下剥离有用的材料。分别把它们浸解, 环氧树脂包埋后再切片, 在这过程中我们获得了一些丝炭化或半丝炭化 (fusinization or semi-fusinization) 木质部结构的材料, 这是研究植物内部微细结构的最佳保存状态。它们有的镀膜后直接就可以做电镜观察, 有的尚需用弱酸 (5% 的盐酸) 清洗泥质, 后再镀膜来做电镜观察。所有的过程应小心操作并掌握好处理的时间。

某些压型化石的材料保存很少, 且没有叶片相连, 由于岩石中保存的均是 *A. macilenta*, 我们也认定它们是属于这种植物体的。电镜材料中横断面和纵断面分属于不同的枝轴, 镀膜后再用扫描电镜进行观察并照相。

本文写作过程中北京大学生物系崔克明老师提出了不少宝贵的意见, 汪丹天同学参加了野外工作和部分室内工作。电镜照相由陈淑华、周春元完成。在此一并致谢。

三、属种描述

松形木目 Pityales

古羊齿属 Genus *Archaeopteris*

Dawson, 1871

马西伦达古羊齿 *Archaeopteris macilenta* (Lesquereux) Carluccio, Hueber and Banks, 1966

(图版 I, 图 1—8; 图版 II, 图 1—11)

- 1884 *Archaeopteris macilenta*, Lesquereux, pp. 733, 775, 776.
 1900 *Archaeopteris fimbriata*, Nathorst, p. 153, pl. 6, figs. 2, 3.
 1936 *Archaeopteris macilenta*, Arnold, pp. 50—52, pl. 1, fig. 1.
 1936 *Archaeopteris sphenophyllifolia*, Arnold, p. 52, pl. 1, fig. 3.
 1939 *Archaeopteris macilenta*, Arnold, p. 306, pl. 6, fig. 4.
 1966 *Archaeopteris macilenta*, Carluccio et al., p. 725, figs. 5, 6.
 1971 *Archaeopteris macilenta*, Beck, pp. 760—764, figs. 17, 20, 37—41, 46.
 1972 *Archaeopteris macilenta*, Phillips et al., pp. 50—52, pl. 36, figs. 2—7, pl. 37, fig. 1.
 1981 *Archaeopteris macilenta*, 蔡重阳, 77 页, 78 页, 图版 1, 图 1—5, 7。
 1982 *Archaeopteris mutatoformis*, 郭崇章等, 293 页, 图版 1, 图 1—3; 插图 1。
 1984 *Archaeopteris macilenta*, 冯少南, 303 页, 图版 46, 图 4, 5。
 1984 *Archaeopteris changyangensis*, 冯少南, 303 页, 304 页, 图版 46, 图 13, 14。
 1984 *Archaeopteris fissilis*, 冯少南, 304 页, 图版 46, 图 15。
 1984 *Archaeopteris hibernica*, 冯少南, 304 页, 图版 46, 图 17。
 1984 *Archaeopteris halliana*, 冯少南, 304 页, 图版 46, 图 1。
 1984 *Archaeopteris hubeiensis*, 冯少南, 304 页, 305 页, 图版 46, 图 18, 19。
 1984 *Archaeopteris* sp., 冯少南, 305 页, 图版 46, 图 16。

外部形态 图版 I, 图 1 为一不完整的末二级生殖枝, 长 2.7 cm, 宽约 5.0 mm。其左侧保留有一不完整的末级生殖枝及二枚轴生叶 (即“间小羽片”)。一枚保存尚完整的轴生叶紧靠末级生殖枝之下, 长 10.2 mm, 最宽处在中上部约 5.6 mm, 楔形, 基部收缩, 顶端具裂片深达叶片的 1/4 或较浅, 末端呈尖齿状。末级生殖枝以 50° 角从末二级枝上长出, 保存长 4.7 cm, 基部略下延宽约 1.4 mm, 远端宽约 1.2 mm。末级生殖枝下部, 可见 4 枚营养叶, 仅一枚保存尚好, 其形态与末二级枝轴上的一致。在离分枝点约 2.7 cm 处始见生殖叶, 可见 5 枚, 呈交互对生或螺旋排列。窄的细片形的生殖叶近垂直着生在生殖枝上, 长 10.0—12.2 mm, 宽约 0.5—1.0 mm, 末端至少分叉一次, 顶端尖。孢子囊近垂直着生在生殖叶分叉前的近轴面上。每枚叶

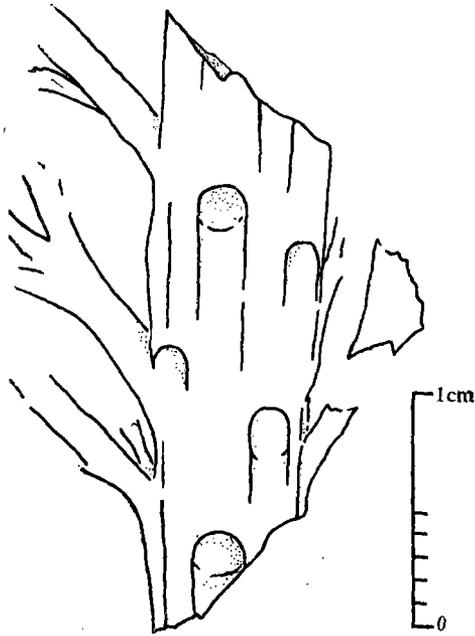


插图1 *Archaeopteris macilenta*
末二级枝的一段(依图版 I, 图4 绘)

上至少有 8—10 个孢子囊, 可能成两行排列, 为长椭圆形或尖纺锤形, 长 1.5—2.0 mm, 无柄或柄极短。

图版 I, 图 2—5 为营养枝及营养叶的标本。末二级枝宽约 7.5 mm (图 2, 图 4), 末级枝及叶片以约 40° 角自枝上长出, 末级枝基宽约 2.0 mm, 远端略细。叶为楔形或狭楔形, 长 12.0—20.0 mm, 中上部最宽可达 8.0 mm, 基部收缩宽约 1.0—1.5 mm, 下延。自叶基向上叶始分裂, 深度不等。裂片可呈楔形(图 5)、宽带形或带形(图 2, 图 5)以及线形(图 2)。远端多呈叉角状(15°—20°), 顶端尖细, 可呈毛缘状(图 3)。叶脉扇形, 多次 2 分叉直达齿尖(图 3), 在末二级枝上(图 2, 图 4)可见到叶(或枝)痕。

图 4 为末二级枝的一段, 在长约 2.3 cm, 宽约 8.0 mm 的这段枝上可以观察到 2 个侧枝、3 枚叶片及 5 个叶(枝)痕(插图 1)。痕迹呈圆形至长椭圆形, 直径约 1.5 mm, 上下相邻的两个相距约 5.0 mm, 每个痕的两侧各有一条炭迹向下延伸, 它们在压膜上形成一条凸出的肋, 在外膜上为一宽凹槽。它是维管束放射状的脊在枝

表面的反映, 该段枝显示了 4 条肋加上两侧的共 6 条肋, 结合副模上的叶(枝)痕来考虑, 表明在末二级枝上末级枝与轴生叶是螺旋发生的。

内部解剖 图版 I, 图 6 是一末级枝(或末二级枝?)的不完整的横断面, 直径约 2.3 mm。中部是髓, 可能是由大小参差、直径近等的多面体薄壁细胞组成(图版 II, 图 4)。不完整的髓腔椭圆形(0.67 × 0.47 mm), 周围可观察到 4 个放射状木质部脊, 其中 2 个保存尚好。每一个呈三角形(底约 0.45 mm, 高约 0.55 mm), 顶角向外, 彼此分离。图版 I, 图 7 显示同一枝轴水平的另一个初生木质部脊的横断面, 可见两个较清楚的原生木质部区域, 一个靠近脊的基部, 另一个接近顶端, 后者可能代表了刚开始发生的叶迹(LT)。照片所显示的木质部束为初生木质部, 属中始式发生。

横断面上, 原生木质部由薄壁细胞和孔径较小的环纹管胞或螺纹管胞所组成, 圆形或窄椭圆形轮廓, 纵向伸长, 直径一般为 8.5—16.8 μm, 伸长可达 18.6 μm。后生木质部和原生木质部分界不明显, 它的管胞横切面为长方形、方形或不规则的多边形。径向方向往往比切向方向略长, 切向直径一般 23.0—36.7 μm, 径向直径最大为 62.0 μm, 管胞壁厚 2.2—8.4 μm, (图版 I, 图 7), 并可见到复合中层(图版 II, 图 5)。沿着径向方向, 大体上环纹(或螺纹)、梯纹、网纹状次生壁加厚的管胞, 以及具缘纹孔的管胞和以上管胞的中间类型所组成。此顺序并不是绝对的, 网纹管胞可直接和原生木质部的管胞相接触; 具缘纹孔管胞也可出现在离初生木质部仅 2—3 个管胞直径距离之外的管胞壁上(图版 I, 图 8; 图版 II, 图 1—3; 插图 2)。此外, 管胞的类型与孔径并无关系, 某个环纹(或螺纹)管胞的孔径可远比含具缘纹孔管胞的孔径要大。

通过初生木质部不同的断面(图版 II, 图 1—3)可以观察到各种类型管胞发育的顺序。图版 II, 图 1 可能为一末二级枝纵断面的一部分。

纵断面上, 由内向外由长方形可能木质化的薄壁的细胞、环纹管胞(或螺纹管胞)、梯纹管

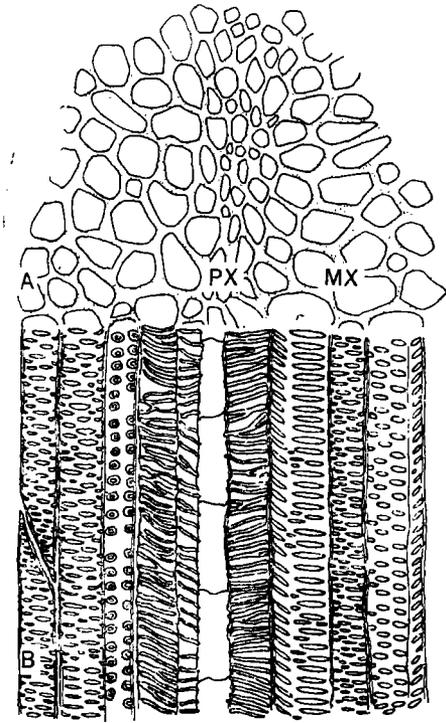


插图2 *Archaeopteris macilenta*

一个初生木质部脊的横切面(A)和纵切面(B)的一部分

胞、网纹管胞及具缘纹孔管胞等所组成。木质化的薄壁的细胞长 $52.6-76.5 \mu\text{m}$, 宽 $18.3-30.6 \mu\text{m}$, 与其相邻的孔径较小的环纹管胞, 环纹状加厚之间的距离较大(图版 II, 图 1)。后生木质部环纹管胞孔径增大, 次生壁加厚之间的间距小, 密集。环纹状加厚可局部连接成螺旋纹, 这可在图版 II, 图 2 同一管胞的不同部位观察到。那些较规则、整齐地成竖行排列的, 且纹孔横向伸长的, 为梯纹管胞。它们的次生壁加厚陡峭, 垂直着生在初生壁上, 高可达 $4.2 \mu\text{m}$, 顶端平整, 宽 $0.9-2.2 \mu\text{m}$ (图版 II, 图 3, 图 9), 在同一管胞中, 相邻两列(多为管胞不同的面)的梯纹状加厚互生排列。网纹管胞最显著的特征是加厚的次生壁排列交织成网状, 纹孔横向伸长, 两端尖或圆, 彼此也为互生排列。图版 II, 图 6 网纹管胞中可观察到 8 个面。随着纹孔的收缩, 次生壁的平展, 出现了网纹向具缘纹孔过渡的类型(图版 II, 图 1, 图 10), 此时纹孔腔已形成, 纹孔横椭圆形(图版 II, 图 10), 纵向逐

渐排成整齐的列, 每个管胞的面上 1—2 列。进一步发展成为圆形具缘纹孔对(图版 II, 图 1, 图 7, 图 11), 孔缘直径可达 $13.0 \mu\text{m}$, 对列纹孔式或互列纹孔式, 分布有时不均匀。管胞末端斜尖, 在这里纹孔排列紧密(图版 II, 图 8)。纹孔口往往具一窄脊, 有时在纹孔的上下具不明显加厚的脊(图版 II, 图 7)。管胞内壁可观察到横向延伸的细瘤纹, 偏离横轴约 $15^\circ-20^\circ$, 可能为瘤纹层(图版 II, 图 7, 图 11)。偶见纹孔膜, 未见纹孔塞。

比较与讨论 自 Lesquereux (1884) 在北美建立 *Archaeopteris macilenta* 后, Beck (1962) 依据它对古羊齿的描述做了复原, 随后 Carlucio, Hueber 和 Banks (1966) 重新修订了 *A. macilenta*, 并认为 Arnold 归为 *A. sphenophyllifolia* 的一块标本 (Arnold, 1936, 图版 I, 图 3) 以及 *A. fimbriata* (Nathorst, 1900, 图版 6, 图 2, 图 3) 等都是 *A. macilenta* 的同物异名。

A. macilenta 保存最精美的材料莫过于 Phillips, Andrews 和 Gensel (1972) 所报道的北美西弗吉尼亚的标本, 他们证明了该种植物为异孢植物, 并且显示了其叶片顶齿的数目, 裂片的深度以及毛缘等特征存在着明显的变异 (Phillips 等, 1972, 图版 36, 图 2—7, 图版 37, 图 1)。Beck (1971, 773 页) 则指出“*A. macilenta* 枝顶端和基部的叶片似乎比中间的要大些和宽些”, 并特别着重指出其中一个末级枝上 (Beck, 1971, 773 页, 图 20) “叶片存在着的明显变异, 一些是二分叉的, 纤细丝片状的, 而另一些则是这个种典型的叶片类型”。同时, 这些作者还分别对这种植物的维管组织结构, 枝和叶发生的顺序做了细致的观察。总的看来, *A. macilenta* 的叶片在 2cm 以下, 呈楔形或倒卵形, 具明显的裂片, 每一裂片具分叉的尖细的顶尖。

长阳的标本在叶的形态、大小方面与 Carlucio 等 (1966) 重新修订的 *A. macilenta* 特征一致。生殖枝与生殖叶上孢子囊着生的形态、大小与 Beck (1962, 374 页, 图 1) 以 *A. macilenta* 为基础所做的复原图颇一致, 与 Phillips

等(1972)的图版 37, 图 1 也相似, 与 Carluccio 等(1966)的图 4, 图 7—9 相比唯生殖叶顶端分叉不及它们的多。

在本文之前, 蔡重阳(1981)首先描述了长阳栏杆崖的 *A. macilenta*, 其形态特征与当前的标本是一致的。随后, 冯少南(1984)从相同的层位中报道了 *A. macilenta*, *A. halliana* Dawson, *A. obtusa*, *A. fissilis*, *A. hibernica*, *A. sphenophyllifolia*, *A. sp.*, 以及二个新种 *A. hubeiensis* Feng 及 *A. changyangensis* Feng 共九种古羊齿。通过对其图版的研究, 结合其描述, 笔者认为除了其图版 46 的图 3 (*A. sphenophyllifolia*) 及图 8 (*A. obtusa*), 由于照片模糊难以对比外, 其余的标本可能均应归于 *A. macilenta* 的种名之下。如前所述, *A. macilenta* 的叶形有较大的变异, 就是同一末级枝上叶的形态、大小及裂片的深浅也不尽相同。在我们的一段仅 3.5 cm 长的末级枝上可以分出密集裂片型 (A), 少裂片的宽带型 (B) 和少裂片、深裂的细带型 (C) (图版 I, 图 5) 三种。其中的 B 型与 *A. changyangensis* 的 (冯少南, 1984, 304 页, 图版 46, 图 14, 图 15) 在形态, 大小方面是一致的, 看不出“基部下延且和下一羽片相连的特征。”笔者怀疑后者可能是由于标本在保存时受挤压而造成的假像, 而我们的深裂细带型 (C) 叶似乎与冯少南所订的 *A. fissilis* (1984, 304 页, 图版 46, 图 15) 的颇相似。依据 Andrews 等的复原和描述 (Andrews 等, 1965, 552 页, 图 2) *A. fissilis* 分叉的叶没有片化, 且其生殖叶通常小于 10.0 mm 显示了和 *A. macilenta* 的区别。*A. halliana* 与 *A. macilenta* 的区别主要表现在营养叶的形态, 孢子囊及孢子等特征方面, 仅从营养叶上看, 前者是宽的, 扇形的, 几乎是全缘的或稍有锯齿 (Arnold, 1939, 297 页, 图版 5, 图 1—3), 从冯所订的 *A. halliana* 的照片看 (1984, 图版 46, 图 1, 未有描述), 其具明显的 *A. macilenta* 型的裂片, 因此该标本可能属后者。*A. hibernica* (冯少南, 1984, 304 页, 图版 46, 图 17) 的情况也是如此。区别 *A. halliana* 及 *A. hiber-*

nica 是困难的, 但这二个种的叶都不具明显的裂片是一致的。从 *A. hubeiensis* Feng (冯少南, 1984, 303 页, 图版 46, 图 1, 图 2) 保存较清晰的几枚叶来看, 形态与 *A. macilenta* (冯少南, 1984, 303 页, 图版 46, 图 4, 图 5) 无异, 冯认为其区别 *A. macilenta* 主要是“小羽片以一个较宽部接触在轴上”。从已有资料看, 后者叶的基部略下延, 因而较宽亦属正常 (可参看 Beck, 1971, 776 页, 图 46A, B), 因而, 此特征似乎不足以做为建立新种的依据。

邬崇章等(1982)依据采自南京孔山五通群的标本命名了古羊齿一新种 *A. mutatoformis* Wu, 在比较时他认为“小羽片的前端分裂成细裂片, 以及间小羽片的存在是 *A. macilenta* 所没有的。”从其图版 I, 图 1, 2 保存尚好的几枚叶看, 其长度均匀, 约 1.2—1.5 cm, 近顶部最宽, 分叉 1—2 次, 与本文图版 I, 图 5 有些相似, 也完全可以和 Arnold (1936, 图版 I, 图 1) 的对比。至于 *A. macilenta* 末二级枝上的轴生叶 (即“间小羽片”) 早已被确定。因此笔者倾向于同意冯少南 (1984, 303 页) 的意见, 孔山的标本似乎也应归于这个种。

Beck (1970) 把古羊齿的侧生分枝系统与水杉的做了对比, 1971 年他又提出在分枝轴上, 叶和侧枝在个体发育上属同一螺旋序列, 这就否定了羽状排列。枝上的肋是内部维管束放射状脊的反映 (Carluccio 等, 1966; Beck, 1971), 末级枝和叶都是从这些脊上发生的, 长阳的标本也证实了这一点。Carluccio 等 (1966) 认为末级枝上具七条肋, 从肋上螺旋长出叶, Beck (1971)、Phillips 等 (1972) 则认为呈 4 列螺旋或交互对生排列, 笔者倾向于后者 (图版 I, 图 5)。Beck (1971) 还曾推测“在侧生分枝系统中, 在分枝轴的不同部位, 其管状中柱维管束脊的数目以及其所决定叶序是不同的。”这些研究表明不仅在解剖结构上, 而且在比较形态学上, 古羊齿和真蕨有着明显的差别。

A. macilenta 木质部结构在光学镜下做过观察 (Carluccio, 1966; Beck, 1971)。图版 I,

图 6—8 所显示的具髓的管状中柱及放射状排列的木质部脊的形态和他们所描述的一致。

通过对长阳标本解剖结构的观察,我们对 *A. macilenta* 的木质部结构及管状分子有如下几点认识:

1. 原生木质部由薄壁的细胞和孔径较小的环纹管胞组成。

2. 后生木质部由相对较大孔径的环纹、螺旋纹、梯纹、网纹及具缘纹孔管胞和它们的中间类型所组成。其中以梯纹和网纹较常见。

3. 管胞类型的变化是复杂的,环纹管胞的局部次生壁加厚可连接成螺旋纹;梯纹管胞的某一段由于次生壁的穿插可成为网纹。

4. 由原生木质部至后生木质部(由里向外)管胞大体上依环纹(或螺旋纹)、梯纹、网纹及具缘纹孔管胞的序列发生,但这不是绝对的。在个体发生的形态上表现为纹孔由开放到隔离,由横向成环到长椭圆,再到圆;次生壁加厚由高耸到平展。

5. 早期发育的具缘纹孔管胞(可能属后生木质部),在径向壁和切向壁上都有圆形具缘纹孔。

Carluccio 等(1966, 图 12)在光学镜下显示了 *A. macilenta* 木质部纵断面的一部分,具有“成群的”纹孔,被认为是次生木质部的分子。它们在形态上与长阳标本的网纹一致,笔者认为可能属于后生木质部。Beck 等(1982)描述了美国俄亥俄州下密西西比系的 *Callixylon* sp. 次生木质部管胞的一些微结构,具缘纹孔的圆形孔口被一环脊所包围,管胞内壁的一些横向条纹偏离横轴约 10° , 被作者解释为次生壁第三层 (S_3), 这些特征在长阳的标本上都可见到,可能反映了它们各自所代表的植物相近的亲缘关系。在次生木质部管胞的径向壁上存在着成群的圆形具缘纹孔被认为是 *Callixylon* 最重要的特征 (Beck, 1970, 381 页), 长阳的标本在可能属初生木质部管胞的切向壁上也发现有相同的圆形具缘纹孔,这与另一种原裸子植物 *Tetraxylopteris schmidtii* (Beck, 1957, 1970) 相似,

这一性状可能是这一类植物的普遍现象。

参 考 文 献

- 冯少南, 1977: 古生代植物部分, 在《中南地区古生物图册》(二), 晚古生代部分。地质出版社。
- , 1984: 植物界(古植物), 在《长江三峡地区生物地层学》(3), 晚古生代分册。地质出版社。
- 邹崇章、赵联承、邓思澄, 1982: 古羊齿在南京孔山五通群的发现及意义。植物学报, 24(3)。
- 蔡重阳, 1981: 古羊齿属(*Archaeopteris*) 在中国的发现。古生物学报, 20(1)。
- Andrews, H. N., Phillips, T. L. and Radforth, N. W., 1965: Paleobotanical studies in Arctic Canada. I. *Archaeopteris* from Ellesmere Island. -Can. J. Bot. 43(5).
- Arber, E. A. N., 1921: Devonian floras. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Arnold, C. A., 1936: Observations on Fossil plants from the Devonian of Eastern North America. II. *Archaeopteris macilenta* and *A. sphenophyllifolia* of Lesq. -Contr. Mus. Geol. Univ. Mich. 5(3).
- , 1939: Observations of fossil plants from the Devonian of Eastern North America. Plant Remains from the Catskill Delta Deposits of Northern Pennsylvanian and Southern New York. -Ibid. 5: (11).
- Banks, H. P., 1968: The early history of land plants. In: E. T. Drake (Editor), Evolution and Environment. Yale Univ. Press, New Haven.
- , 1980: Floral assemblages in the Siluro-Devonian. In: D. L. Dilcher, and T. N. Taylor (Eds.) Biostratigraphy of Fossil Plants. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pa.
- Beck, C. B., 1957: *Tetraxylopteris schmidtii* gen. et sp. nov., a probable pteridosperm precursor from the Devonian of New York. -Amer. Journ. Bot. 44(4).
- , 1960a: Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon*. Science, N. Y. 131.
- , 1960b: The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon*. Brittonia, 12.
- , 1962: Reconstruction of *Archaeopteris*, and further consideration of its phylogenetic position. -Amer. J. Bot. 49(4).
- , 1970: The appearance of gymnospermous Structure. I. Major Evolutionary Events and the Geological Record of Plants. -Biol. Rev. 45.
- , 1971: On the anatomy and morphology of lateral branch systems of *Archaeopteris*. -Amer. Journ. Bot. 58(8).
- Beck, C. B., Coy, K. and Schmid, R., 1982: Observations on the fine structure of *Callixylon* wood. -Amer. J. Bot. 69 (1).
- Carluccio, L. M., Hueber, F. M. and Banks, H. P., 1966: *Archaeopteris macilenta*, anatomy and morphology of its frond. -Amer. J. Bot. 53(7).
- Chaloner, W. G. and Sheerin, A., 1979: Devonian macrofloras. In The Devonian System, Special Paper in

- Palaeontology No. 23.
- Dawson, J. W., 1871: The fossil plants of the Devonian and Upper Silurian formations of Canada. -Geol. Surv. Canada Dawson Bros. Ltd. Montreal: 1: 52.
- Lesquereux, L., 1884: Description of the coal flora of the Carboniferous Formation in Pennsylvania and throughout the U. S. vol. III. Second Geol. Surv. Penn. of Progress.
- Nathorst, A. G., 1900: Über die Oberdevonische flora (die "Ursaf flora") der Baren-Insel. Vorläufige Mit-
teilung. -Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala. 4: 152—156.
- , 1902: Zur Oberdevonischen flora der Baren-Insel. Kgl. Svenska Vetenskaps -Akad. Handl. 36: 1—60.
- Phillips, T. L., Andrews, H. N. and Gensel, P. G., 1972: Two heterosporous species of *Archaeopteris* from the Upper Devonian of West Virginia. -Palaeontographica. 139B (1).

[1986年3月20日收到]

FURTHER OBSERVATIONS ON *ARCHAEOPTERIS MACILENTA* LESQUEREUX FROM WESTERN HUBEI

Hao Shou-gang and Mei Shi-long
(Geology Departments, Beijing University)

Summary

Archaeopteris, a dominant element of the Upper Devonian flora, is the key plant to our understanding of the Progymnospermopsida at present. The materials of this genus in great abundance have been studied by many workers from Ireland, USSR, North America, Bear Island and other parts over the world.

In China this interesting plant was found from several localities including the Guangdong, Hubei, Heilongjiang Provinces and Nanjing. The samples examined here were collected from the Frasnian Huanjiadeng Formation in Langanyan approximately 8 km south of Changyang, western Hubei. From the same horizon Cai Chong-yang first reported *Archaeopteris macilenta* Lesq. in 1981.

The fossils attributed to *Archaeopteris macilenta* have been researched in detail by several workers, among them the studies of Beck (1962, 1971), Carluccio *et al.* (1966) and Phillips *et al.* (1972) are especially informative. Based on a number of well-preserved specimens and petrified pieces of the "rachis", they showed the detailed features of its morphology and anatomy. The samples from Changyang demonstrated their correct observations on *Archaeopteris macilenta*: Primary vascular system of "rachis" being a lobed siphonostele

from which leaves and primary branches arise in the same ontogenetic spiral sequence; leaves on ultimate branch probably spiral in four rows.

This paper puts emphasis on the observations of the vascular system of the "rachis" in this species, especially the morphology of the tracheids and their ontogenetic order.

It is noteworthy that: (1) Protoxylem consists of both parenchyma cells and annular tracheids which are smaller; (2) Metaxylem consists of larger annular, spiral, scalariform, reticulate secondary thickenings, and bordered pits, while main elements of metaxylem are of scalariform and reticulate types; (3) Structure and shape of the secondary walls of tracheids are complex, of intermediate types, and combinations of more than one form of thickenings can occur in a single element; (4) Ontogenetically from protoxylem to metaxylem the various types of tracheids occur according to the second order, but they are not immutable, and from a morphological viewpoint, the secondary walls are from tower bands to flat plates, but the openings in the secondary wall are gradually contracted from transversal circular zones to elongated or round forms; and (5) Circular bordered pits occur not only in radial, but also in tangential walls

(probably in metaxylem) as another primitive gymnospermous plant.

By the way, the writers believe that *Archaeopteris chanyangensis* Feng, *Archaeopteris hubeiensis* Feng (1984), etc. at the same horizon from which

the present samples were obtained, and *Archaeopteris mutatoformis* Wu (1982) from Nanjing probably are all synonyms of *Archaeopteris macilentia* (Lesq.) Carluccio *et al.*, 1966.

图 版 说 明

全部标本保存在北京大学地质学系。产地及层位：湖北长阳栏杆崖，黄家碛组(D₄)。

图 版 I

1—8. *Archaeopteris macilentia* (Lesquereux) Carluccio, Hueber and Banks, 1966

1. 不完整的末二级生殖枝，上部为生殖叶(箭头所示)。Bupb501, ×1.8。

2—5. 不完整的营养枝和叶，箭头所示为叶(枝)痕。Bupb502, Bupb503, Bupb504, Bupb505, ×2, ×1.8, ×2, ×2。

6—8. 解剖结构的电镜照片。6. 为一具4个放射状木质部脊的横断面。H-19616, ×49。7. 一个初生木质部横断面的放大，显示了2个原生木质部区域，上面一个(LT)可能为刚开始发生的叶迹。H-19625, ×218。8. 图7部分管胞的斜侧视，显示了组成初生木质部的管状分子的特征。H-20367, H-20368, H-20369, ×255。

图 版 II

1—11. *Archaeopteris macilentia* (Lesquereux) Carluccio, Hueber and Banks, 1966

解剖结构的电镜照片

1—3. 不同枝轴初生木质部的纵断面。H-19634-636, H-19622, H-19593-594, ×268, ×219, ×224。Pa: 薄壁细胞, A: 环纹状次生壁加厚, S: 螺旋状, Sc: 梯纹状, R: 网纹状, BP: 具具缘纹孔, CBP: 具圆形具缘纹孔, 下同。

4. 可能为髓部的薄壁细胞(右上部分)。H-11837, ×87。

5. 图版I, 图7的局部放大, 箭头示复合中层。H-19619, ×484。

6. 后生木质部网纹管胞的形态, 箭头所示可能为具缘纹孔。H-19652, ×234。

7. 圆形具缘纹孔管胞, 孔口周围具一窄脊, 纹孔之间也有不明显的脊(分别为箭头所示), 照片右上角示管胞内壁表面近横向延伸的瘤纹层。H-19655, ×882。

8. 管胞末端斜尖的形态。H-19649, ×265。

9. 梯纹状次生壁加厚成陡峭的壁, 顶端平整, H-19596 ×2237。

10. 横椭圆形具缘纹孔, 孔口具窄脊。H-19607 ×1167。

11. 多边形的具缘纹孔管胞的断面, 不同的面上均具圆形具缘纹孔, 箭头示内壁的瘤纹层。H-11841, ×865。

